Monographie von Pilostyles ingae (Karst.) (Pilostyles Ulei Solms-Laub.).

Inaugural-Dissertation,

der

hohen philosophischen Facultät der Universität Zürich II. Section

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

W. Endriss

aus Göppingen

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. A. Dodel.

Sonderabdruck aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1902, 91. Bd., Ergänzungsband.

München

Druck von Val. Höfling, Lämmerstrasse Nr. 1

1902.

Monographie von Pilostyles ingae (Karst.) (Pilostyles Ulei Solms-Laub.).

Inaugural-Dissertation,

der

hohen philosophischen Facultät der Universität Zürich II. Section

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

W. Endriss

aus Göppingen.

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. A. Dodel.

Sonderabdruck aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1902, 91. Bd., Ergänzungsband.

München

Druck von Val. Höfling, Lämmerstrasse Nr. 1

1902.

Seinen lieben Eltern in Dankbarkeit
gewidmet

vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549811_0032

I. Einleitung.

Die früheren Untersuchungen von Angehörigen der Gattung Pilostyles, die wir, soweit sie jüngeren Datums sind, fast ausschliesslich Graf Hermann zu Solms-Laubach verdanken, haben vielfach Lücken aufzuweisen infolge Mangels an Material. Eine genauere Untersuchung der Blüthen und Samen, wie auch der vegetativen Theile dieser kleinen parasitischen Phanerogamen erschien daher wünschenswerth.

Herr Professor Dr. K. Goebel erhielt nun von Herrn Ule aus Brasilien Alkoholmaterial von einer Pilostyles-Art, die Graf Solms, dem Herr Prof. Goebel eine Probe übersandte, für eine neue Art hielt und nach ihrem Entdecker Pilostyles Ulei Solms-Laub. nannte. Dieses Material wurde mir von Herrn Prof. Dr. Goebel gütigst zu einer eingehenden Untersuchung überlassen, deren Resultate in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind. Graf Solms gab seinerzeit in einem Brief an Herrn Prof. Goebel folgende Diagnose der Species Pilostyles Ulei Solms-Laub.:

„Proles floralis verticillis ternis tetraphyllis instructa. Folia margine irregulariter crenulata dentata, verticilli supremi basim versus angustata. Columna genitalis floris ♂ basi annulo lato depresso circumdata disco alte-convexo terminata, tubo antheri fero adnato sed distincto praedita. Antherae serie duplici.

„In ramulis arboris e Familia Leguminosarum gregaria floribus superficiem dense obtegentibus.“

Dazu fügte er noch folgende Bemerkungen:

„Die Pflanze erinnert habituell sehr an P. Calliandrae R. Br., die indessen nur im weiblichen Geschlecht bekannt ist und sich durch ganzrandige Blätter unterscheidet. Von den ♂ Blüthen der Artgruppe mit viergliedrigen Blattwirteln unterscheidet sie sich durch den hochgewölbten Discus columnae, die unten verschmälerten Blätter des letzten Wirtels, sowie dadurch, dass das Staubfadenrohr zwar mit dem Griffel verwachsen und nicht frei, wie bei P. aethiopica Welw., ist,

aber dennoch seine Grenzlinien deutlich erkennen lässt, und dadurch in viel höherem Maasse als bei jenen seine Selbständigkeit zu erkennen gibt."

In der vor Kurzem erschienenen Monographie der Rafflesiaceen und Hydnoraceen in dem von Engler herausgegebenen „Pflanzenreich" hat nun Graf Solms die Species zu P. ingae (Karst.) gestellt, mit der er auch P. calliandrae vereinigte, und zwar, wie er mir schrieb, auf Grund von neuerdings gesammeltem Material. Die Unterschiede dieser drei alten Arten erschienen ihm zu minimal (sie beziehen sich nur auf den Blattrand), um die Arttrennung aufrecht zu erhalten, umsomehr, als die Unterschiede durch viele Zwischenformen verwischt werden.

II. Morphologie und Anatomie der Blüthen.

Im Anschluss an obenstehende Diagnose von Solms soll zunächst die männliche Blüthe näher beschrieben werden, von der in Fig. 1 der Tafel XX ein Habitusbild gegeben ist. Eine Abbildung eines von dem Parasiten befallenen Zweiges einer Leguminose, auf dem dicht gedrängt männliche Blüthen stehen, findet sich in Goebel's Organographie der Pflanzen, II. Theil, 2. Heft, S. 434. Einen allgemeinen Ueberblick bietet am besten ein Längsschnitt (s. Fig. 1) durch die Blüthe. Ein solcher zeigt unten die kegelförmige Basis, die mit ihrem spitzen Ende z. Th. im Wirth steckt und an deren oberem, breiterem Theil die Blätter inserirt sind. In der Mitte des Blüthenbodens erhebt sich die Columna genitalis, die aus einem centralen Theil, der dem Griffel der weiblichen Blüthe entspricht, und dem damit ringsum verwachsenen Antherenrohr besteht. Der Griffel besitzt häufig, aber nicht immer, eine in seiner Achse verlaufende Verwachsungsnaht, die nur auf genau median gehenden Schnitten zu sehen ist und verschieden tief herunter reicht. Die Spitze der Columna wird von dem hochgewölbten Discus eingenommen, der in den Fällen, wo eine Verwachsungsnaht vorhanden ist, am Scheitel eine kleine Einsenkung besitzt. Bei anderen Pilostyles-Arten kommen nach Solms wirkliche kleine Spalträume im Griffel vor, die rudimentäre Fruchtknotenhöhlen darstellen. Bei Pil. Ingae ist also an ihrer Stelle nur noch hie und da eine tiefer gehende Verwachsungsnaht, meist eine nur kleine oder gar keine mehr vorhanden.

Die Grenze zwischen dem Griffel und dem Antherenrohr ist bei jungen Blüthen sehr undeutlich; vielmehr scheinen die Antheren einfach in zwei Ringen in die Columna eingesenkt zu sein. Genau

genommen kann man eigentlich nicht von Antheren sprechen, sondern nur von Pollensäcken, die so gleichmässig neben einander liegen, dass man nicht sagen kann, welche oder wie viele zu einer Anthere gehören. Ihre Zahl ist nicht constant. In einer Blüthe enthielt jeder Ring 18 Säcke, so dass im Ganzen also 36 vorhanden waren (s. Fig. 2); in andern Fällen habe ich 19 und 20 gezählt in jeder Reihe. Möglich ist, dass 20 das Maximum und überhaupt die normale Zahl ist, während da, wo weniger vorhanden sind, einige Pollensäcke unterdrückt sind. Wenn man dann je vier Säcke als einer Anthere entsprechend betrachtet, so hätte man also zwei Kreise zu je fünf Antheren. Es liesse sich dies dann vergleichen mit den Verhältnissen der weiblichen Blüthe, wo normalerweise fünf Placenten vorkommen. Man kann aber auch mit Solms annehmen, dass einfächerige Antheren vorliegen.

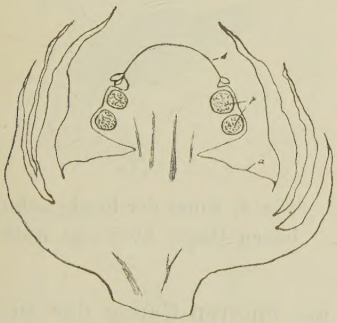


Fig. 1. Längsschnitt einer ♂ Blüthe: *a*: Annulus, *p*: Pollensäcke, *d*: Discus der Columna.

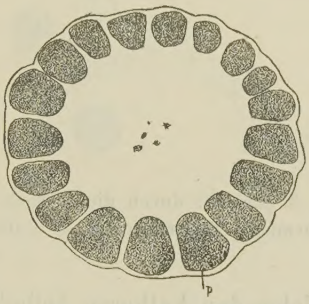


Fig. 2. Querschnitt durch den Antherenring mit 18 Pollenfächern *p*.

Dass die Zahl der Pollensäcke variirt, wird nach Betrachtung der weiblichen Blüthen weniger auffallen bei denen die Zahl der Placenten auch nicht constant ist. Die Pollensäcke sind von einander nur durch dünne Wände geschieden, die an ihren dünnsten Stellen nur aus zwei Zellschichten bestehen. Auch die Aussenwand zeigt einen höchst einfachen Bau aus nur zwei Schichten: a) Epidermis und darunter b), eine Lage ziemlich platter Zellen, denen direct die Tapetenzellen aufliegen. Von einer „fibrösen“ Schicht habe ich nichts gefunden (s. Fig. 3).

Wie bei allen Arten von Pil. öffnen sich die Antheren durch Querspalten, die zuletzt sehr weit werden, indem die Zellen der Aussenwand vertrocknen und nach und nach abfallen, so dass von dieser schliesslich nur noch kleine Reste oben und unten übrig bleiben. Am stärksten schrumpft die horizontale Scheidewand zwischen den

zwei Antherenringen, derart, dass zuletzt gar nichts mehr von ihr vorhanden ist. Bei solchen alten Blüthen, die schon fast allen Pollen entleert haben, hat sich dann die Columna unterhalb der Antheren stark gestreckt und die Antheren sind nach aussen gedrückt, so dass die Blüthe jetzt ein ganz verändertes Aussehen hat. Ausserdem ist dann die Antherenröhre vom Griffel deutlich getrennt durch eine Zone vertrockneter und geschrumpfter Zellen.

Der Pollen wird nach und nach entleert und liegt dann z. Th. auf dem Annulus zerstreut, welcher die Basis der Columna umgibt. Die einzelnen Pollenkörner sind sehr klein, nur 5 μ im Durchmesser, kugelig, mit glatter Exine, die an einzelnen Stellen etwas dünner ist. Im Innern erkennt man häufig zwei Kerne.

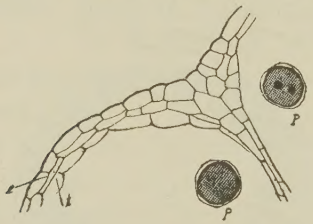


Fig. 3 Schnitt durch die Antherenwand. *e* Epidermis, *t* Tapetenzellen, *P* Pollenkörner.

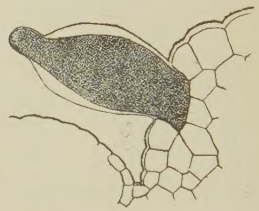


Fig. 4. Eines der blasig aufgetriebenen Haare über den Antheren.

Ueber den Antheren befindet sich am unteren Rande der zu dem hochgewölbten Discus verbreiterten Columna ein Kranz grosser, etwa birnförmiger Haare, die für die Gattung Pilostyles charakteristisch sind. Solms nennt sie Narbenrudimente; in Engler-Prantl III 1. Abth. 1. Hälfte pag. 280 sagt er, sie nehmen die Stelle der Narbe ein. Man kann sie aber mit den Narbenpapillen nicht ohne Weiteres vergleichen, da sie fünf bis sechs Mal grösser sind als diese und eine ganz andere Form besitzen (s. Fig. 1 u. Fig 4). Die Spitze dieser Haare ist nur von einem ganz feinen Häutchen, der Cuticula entsprechend, überzogen, während der übrige Theil der Zellwand mehr oder weniger stark verdickt ist. Bei alten Blüthen ist die Spitze aufgerissen, das Haar zerknittert und der vorher reiche Inhalt entleert. Wahrscheinlich scheiden die Haare einen Stoff ab, welcher die Pollen verklebt.

Ein weiteres Gebilde, das für die männlichen Blüthen eigenthümlich ist, ist der breite Annulus am Grunde der Columna (s. Fig. 1). Das Gewebe desselben ist lange Zeit kleinzellig, meristematisch, und es schliessen, besonders nahe der Oberfläche, seine Zellen lückenlos aneinander. Durch geringe Dehnung derselben kann der Annulus

einen Druck auf die Blätter des obersten Wirtels ausüben und so das Oeffnen der Blüthe bewirken. Dafür spricht, dass er sich erst entwickelt, kurz bevor die Blüthe sich öffnet, und dass bei den weiblichen Blüthen, die sich nur ganz wenig öffnen, der Annulus auch immer viel kleiner, häufig sogar kaum angedeutet ist. Die männlichen Blüthen dagegen entfalten sich vollständig. Haben sie verblüht, so fällt zuerst die Columna ab, während die Blüthenbasis noch einige Zeit stehen bleibt, bis sie vermuthlich von der Wirthspflanze durch Wundkorkbildung abgeworfen wird. Doch konnte diese Frage an dem untersuchten Material nicht sicher entschieden werden, da der Parasit in seiner Entwickelung noch nicht so weit vorgeschritten war.

Fig. 5 *a* u. *b*. Längsschnitte weiblicher Blüthen. *a* schwächliche, *b* eine kräftige Blüthe.

Fig. 6. Querschnitt der weiblichen Blüthe.

Dagegen fand ich, dass die Wunden, welche durch Blüthen entstehen, die sich aus irgend einem Grunde nicht ganz ausbilden, sondern frühzeitig vertrocknen, durch Korkbildung geschlossen werden. Bei einer solchen vertrockneten Blüthe, die noch unter der Rinde steckte, bildete die Wirthspflanze einen Callus, der in die Höhlung eindrang, welche durch Vertrocknen der Blüthe in der Rinde entstanden war.

Die weiblichen Blüthen haben zu der Zeit, da sie sich öffnen, ungefähr dieselbe Grösse wie die männlichen und sind von diesen ohne Lupe nicht zu unterscheiden. Erst wenn sie sich zu Früchten ausgebildet haben, sind sie wesentlich grösser geworden.

Ihre Hülle besteht wie die der männlichen Blüthe aus drei vierzähligen alternirenden Wirteln kleiner, schuppenförmiger Blätter, die hier aus der Wand des Fruchtknotens entspringen (s. Fig. 5). Der Blattrand ist genau wie bei den ♂ Blüthen. Der Fruchtknoten ist einfächerig und trägt einen kurzen Griffel, der etwas unterhalb der Spitze mit einer ringförmigen Zone von Narbenpapillen (*n*) versehen ist. Im Innern wird der Griffel der ganzen Länge nach von einem schmalen Griffelkanal durchzogen. Mehr als bei den männlichen Blüthen ist hier ein grosser Unterschied in der Grösse und Form der Blüthen auffallend. Da, wo auf einem Zweig des Wirths nur wenige Blüthen neben einander stehen, so dass sie sich gegenseitig nicht oder kaum berühren, sind sie im Querschnitt ziemlich regelmässig rund, die Fruchtknotenhöhle ist gross und enthält viele Samenknospen. Dagegen da, wo die Blüthen eng neben einander stehen, sind sie häufig unregelmässig zusammengedrückt, die Fruchtknotenhöhle ist nur ein schmaler Spalt mit wenigen Samenknospen. Bei solchen schwächlichen Formen (s. Fig. 5*a*) ist dann von dem Annulus, der selbst bei ganz üppigen nur schwach entwickelt ist, kaum eine Spur mehr vorhanden.

Machen wir einen Querschnitt durch den Fruchtknoten, so sehen wir im Innern die zahlreichen, völlig anatropen Samenanlagen, auf deren Bau und Entwickelung weiter unten eingegangen werden soll. Sie sind annähernd senkrecht zur Längsachse der Blüthe orientirt und sitzen mit verschieden langen Stielen an wandständigen Placenten (Fig. 6). Die Zahl der letzteren ist verschieden, bei den am besten entwickelten Blüthen sind es fünf, etwa gleich grosse. Häufig findet man jedoch eine andere Zahl auf dem Querschnitt. Successive Querschnitte haben nun ergeben, dass die Placenten fast nie gleichmässig von unten bis oben verlaufen, vielmehr verflachen sich manche eine Strecke weit, andere theilen sich einmal, und wieder andere beginnen erst in einer bestimmten Höhe sich von der Wand abzuheben. Immerhin kann man auch in diesen Fällen aus der Zahl der Gefässbündel, die fast immer in der Nähe der Placenten, oft auch in diesen selbst, verlaufen, schliessen, wie viel Placenten vorhanden sind, und meist findet man bei gut ausgebildeten Blüthen fünf. Bei den weniger gut entwickelten freilich ist oft mehr als eine unterdrückt oder verflacht. Auffallend war mir, dass nach Solms (in Engler-Prantl) bei den anderen Arten von Pilostyles keine distincten Placenten vorkommen sollen. In der Monographie der Rafflesiaceen im „Pflanzenreich“ schreibt Solms: „Germen inferum tota superficie interna irregulariter ovuliferum.“

Die Epidermis, welche die Fruchtknotenhöhle auskleidet, besteht aus inhaltsreichen Zellen, die nach der Bestäubung eine Art Schleim absondern, in welchem, wie ich in einem Fall sehen konnte, die Pollenschläuche wachsen.

Wie schon oben kurz erwähnt, öffnen sich die weiblichen Blüthen nicht sehr weit, vielmehr nur so weit, dass zwischen der Narbe und den Blättern des obersten Wirtels gerade ein schmaler Spalt entsteht (s. Fig. 5). Insekten, die mit ihrem Rüssel oder mit den Extremitäten in die Spalte gerathen, müssen daher nothwendig an der Narbe streifen, und es kann so Bestäubung vermittelt werden, wenn die Thiere Pollen aus einer ♂ Blüthe mitbringen. Da ich nun nichts fand, was bestimmt als Nektarium zu betrachten wäre, so sind wohl kleine, darüber hingehende Insekten als Bestäuber der unscheinbaren Blüthen anzunehmen. Bei den männlichen Blüthen wird der Pollen auf den breiten Annulus hin entleert, und dadurch die Wahrscheinlichkeit, dass er sich an darüber gehende Insekten hängt, bedeutend vergrössert.

Fig. 7. Zähne des Blattrandes.

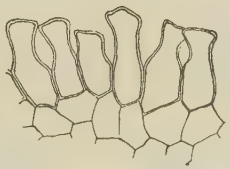


Fig. 8. Narbenpapillen.

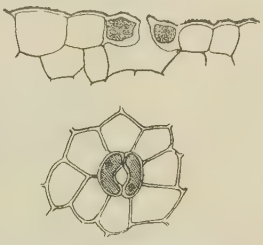


Fig. 9. Spaltöffnung.

Vom anatomischen Bau der Blüthen bleibt mir noch das zu erwähnen, was in beiden Geschlechtern annähernd gleich ist. Auf einem Schnitt durch den unteren Theil einer Blüthe kann man leicht drei verschiedene Gewebe unterscheiden: die Epidermis, das Grundgewebe und in diesem die Gefässbündel.

Ein Unterschied zwischen dem Gewebe innerhalb und ausserhalb des Gefässbündelrings ist nicht zu machen, vielmehr sind beide einfach parenchymatisch, und bei jungen Blüthen mit reichem Inhalt erfüllt. Neben reichem Plasma findet man in allen Zellen des Grundgewebes wie auch der Epidermis junger Blüthen rundliche, stark lichtbrechende Inhaltskörper, Oel- oder Fetttröpfchen, die später verbraucht werden zum Reifen der Samen-, resp. der Pollenkörner, und darum in alten Blüthen fehlen. Stärke fand ich dagegen in keinem Theil des Parasiten, obwohl die Stärke des Wirths sicher die Hauptnahrung desselben bildet.

Die Epidermiszellen, die, von der Fläche gesehen, einfach polygonale Form haben, besitzen eine ziemlich starke Cuticula mit leisten- und zapfenförmigen Erhebungen. Die Zähne des Blattrandes bestehen aus je zwei an einander stossenden, verlängerten Epidermiszellen. Die Narbenpapillen, wie auch die blasenförmigen Haare der männlichen Blüthen, sind vergrösserte, umgestaltete Epidermiszellen (s. die Figg. 7, 8 und 4).

Spaltöffnungen sind vorhanden und zwar ausschliesslich auf der Aussenseite der Blätter, am zahlreichsten auf denen des untersten Wirtels (s. Fig. 9). Von der Fläche gesehen, erscheinen sie ganz normal, mit ziemlich breitem Spalt. Im Längsschnitt war allerdings die den Schliesszellen sonst eigenthümliche Wandstructur nicht zu sehen; doch ist eine Athemhöhle vorhanden, so dass immerhin wahrscheinlich ist, dass die Gebilde functioniren. Sie entstehen durch einmalige Theilung einer Epidermiszelle.

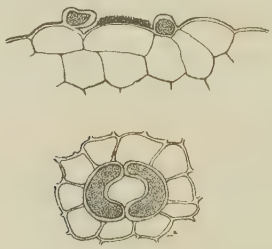


Fig. 10. Schleimspalte (?) auf dem Annulus.

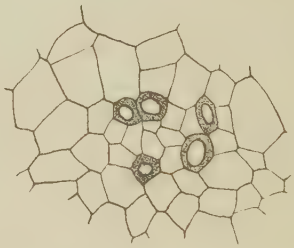
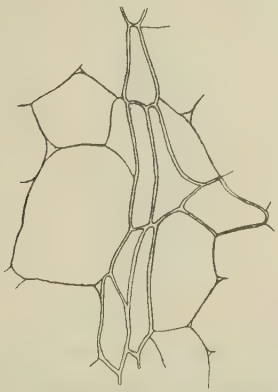


Fig. 11. Querschnitt eines Gefässbündels der Col. genitalis.

Den Spaltöffnungen ganz ähnliche Bildungen fand ich auf dem Annulus der männlichen und, soweit er vorhanden ist, auch der weiblichen Blüthen. Von den Spaltöffnungen unterscheiden sie sich durch den viel weiteren, ganz runden oder sogar quer ovalen Spalt und den Mangel einer Athemhöhle. Ausserdem liegt in und vor dem Spalt fast immer eine Anhäufung eines dunklen Körpers, der zweifellos hier ausgeschieden wurde, den ich aber nicht näher bestimmen konnte. Vielleicht handelt es sich um Schleimspalten, vielleicht auch um kleine Nektarien (s. Fig. 10).

Die Gefässbündel sind sehr einfach gebaut infolge weitgehender Reduction. Jedes Bündel zeigt auf dem Querschnitt wenige, höchstens 12—15 Tracheiden, die theilweise direct an einander stossen, z. Th. auch durch Parenchym von einander getrennt sind (s. Fig. 11). Sie sind kurzzellig, oft unregelmässig gebogen und besitzen spiralförmige

Wandverdickungen, die in den Tracheiden alter Blüthen oder Früchte unregelmässig verzerrt sind, wohl infolge der nachträglich eingetretenen Dehnung des umschliessenden Gewebes. Auf ihrer Aussenseite werden die Gefässtheile begleitet von Gruppen eigenthümlicher, langgestreckter Zellen, die zweifellos zum Bündel gehören. Auf den Querschnitten fallen sie durch ihre geringere Grösse und die etwas verdickten Zellwände im Parenchym auf, im Längsschnitt infolge ihrer langgestreckten Form und ihres reicheren Inhalts bezw. ihrer intensiveren Färbung. Graf Solms berichtet in seiner Arbeit über phanerogamische Parasiten in Pringsheim's Jahrbüchern VI. von ganz ähnlichen Zellen, die bei Cytinus hypocystis vorkommen. Nach der Ansicht von Herrn Professor Dr. Goebel hat man es hier mit den Resten der Siebröhren zu thun. Zwar konnte ich keine Siebplatten entdecken, doch ist immerhin möglich, dass die Perforationen der Wände so fein sind,



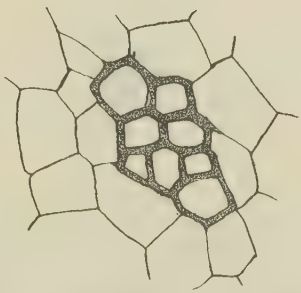


Fig. 12. Längsschnitt der „Siebröhren". Fig. 13. Querschnitt der „Siebröhren".

dass sie der Beobachtung entgehen. Es ist ja bei einem Parasiten wie Pilostyles, der alle seine Nahrung von der Wirthspflanze bezieht, und bei dem der gesammte Stoffwechsel eine andere Form annimmt, als bei autonomen Pflanzen, zu erwarten, dass auch die Siebröhren anders gebaut sind, als bei diesen (s. Figg. 12 u. 13).

Ueber den Verlauf der Gefässbündel gaben successive Querschnitte leicht Aufschluss. Im untersten Theil der Blüthe, der im Wirth steckt, ist nur ein centraler Strang vorhanden. Etwas weiter oben kann man seine Zusammensetzung aus 8—10 einzelnen Bündeln erkennen, die aber alle noch ganz nahe an einander liegen. Umgeben wird der Strang von den „Siebtheilen", die in entsprechender Anzahl vorhanden sind. Der Ring theilt sich dann in zwei Hälften

von je 4—5 Bündeln, die sich bald in die einzelnen Bündel auflösen. Auf Querschnitten findet man schliesslich 8—10 Bündel und zwar immer 4—5 stärkere und alternirend damit 4—5 schwächere. Diese letzteren hören bald auf. In den weiblichen Blüthen ziehen die stärkeren Bündel in der Nähe der Placenten, häufig auch in diesen selbst, nach oben. Im Griffel ist nur noch ein Paar Bündel vorhanden, die etwa bis zur Höhe der Narbe reichen. An ihren Enden fehlen dann die Tracheiden, nur inhaltsreiche Parenchymzellen setzen das Bündel noch eine kurze Strecke weit fort. Häufig ist nur ein Theil der Bündel vollständig ausgebildet, dann findet man an Stelle der fehlenden Bündel, ähnlich wie an den Gefässbündelenden, einen Strang einfachen Gefässparenchyms, der durch stärker gefärbten Inhalt auffällt. Die Siebtheile begleiten die Gefässe nicht sehr weit hinauf, im Griffel konnte ich sie nicht mehr finden.

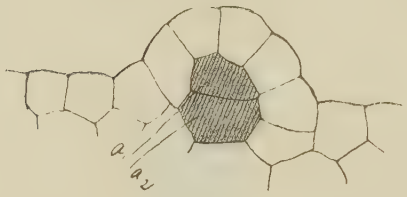


Fig. 14. Erste Anlage einer Samenknospe. Die Zellen a_1 und a_2 sind durch Theilung einer subepidermalen Zelle entstanden.

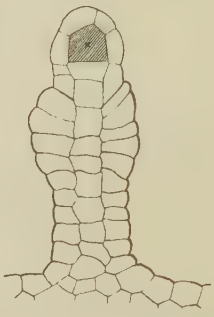


Fig. 15. Junge Samenanlage; sie zeigt den Beginn der Integumentbildung.

In den männlichen Blüthen hören von den 8—10 Bündeln die schwächeren schon unter dem Annulus auf. Die übrigen gehen getrennt oder zu einem einzigen centralen Strang vereinigt in die Columna über, wo sie sich in der Höhe der Antheren meist wieder in 4—5 getrennte Bündel auflösen. Zu den Antheren gehen keine Bündel ab, ebenso wenig als in die Blätter.

Von den Blättern will Graf Solms den obersten Wirtel als Perigon betrachten (Bot. Zeitg. 1876, No. 29). Es sind aber die Blätter aller drei Wirtel ganz gleich gebaut, auf allen kommen z. B. Spaltöffnungen vor. An ihrer Basis aus mehreren Schichten bestehend, deren Zellen von der Oberseite nach der Unterseite etwas an Grösse abnehmen, besitzen sie eine mehr oder weniger breite Randzone aus einer einzigen Zellenlage.

III. Entwickelung und Bau der Samen.

Die wichtigsten Angaben über den Bau der Samen von Pilostyles finden sich in der Abhandlung von Graf Solms: „Ueber den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen“ in der Botanischen Zeitung, 32. Jahrgang, 1874, No. 22. Von verwandten Arten handelt eine weitere Arbeit v. Solms: „Die Entwickelung des Ovulums und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia“ in: Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Suppl. II. (1898).

Schon bei sehr jungen Blüthen, deren Fruchtknotenhöhle erst einen schmalen Spaltraum darstellt, treten die ersten Anlagen der

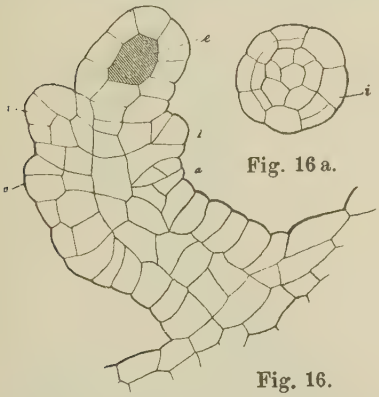


Fig. 16.

Fig. 16. Etwas älteres Stadium als Fig. 17. Bei *i* entsteht das innere, bei *a* das äussere Integument. *e* Archespor.

Fig. 16 a. Querschnitt einer gleich alten Samenanlage, wie 18. Das innere Integument wird eben zweischichtig.

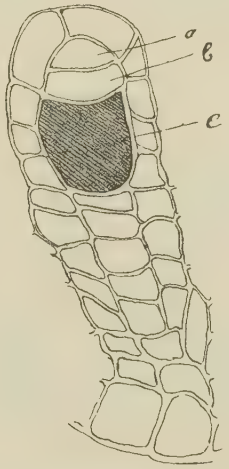


Fig. 17. Bildung des Embryosacks (*e*) aus dem Archespor durch Abtheilen zweier Zellen (*a* und *b*), die später resorbirt werden.

Samenknospen auf in Form kleiner Höcker (Fig. 14). Den Anstoss dazu gibt je eine Zelle, die, direct unter der Epidermis gelegen, sich vergrössert und theilt, wobei die Epidermis vorgewölbt wird (s. Fig. 14). Die Theilungen schreiten weiter, und es entsteht ein kleiner Zapfen, der im Längsschnitt aus drei Zellschichten besteht (s. Fig. 15). Aus seinem vorderen Theil entsteht der Nucellus, weiter hinten bilden sich aus der Epidermis zwei Integumente, zuerst das innere. Die betreffenden Epidermiszellen vergrössern sich stark, die vordersten segmentiren sich und bilden durch weitere Theilung das innere Integument, während mehr nach rückwärts gelegene Epidermiszellen ähnlich

das äussere Integument hervorbringen (s. Fig. 16). Gleichzeitig krümmt sich der bisher gerade Zapfen um, und es unterbleibt auf der concaven Seite die Ausbildung des äusseren Integuments, obgleich auch hier ein solches ursprünglich angelegt wird. Statt dessen findet man am Funiculus der fertigen Samenanlage einen kragenartigen Wulst, der mehr oder weniger stark entwickelt ist und als Rest des äusseren Integuments auf der an dem Funiculus anliegenden Seite der Samenknospe anzusehen ist.

Wenn das innere Integument etwa bis zur Spitze des Knospenkerns vorgewachsen ist, bildet sich in diesem der Embryosack. Die vorderste der centralen Zellen des Nucellus ist von Anfang an gross und hat einen grossen Zellkern. Sie wächst noch bedeutend und stellt

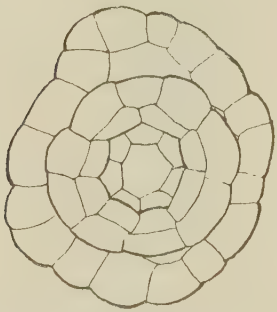


Fig. 18. Querschnitt durch eine reife Samenanlage.

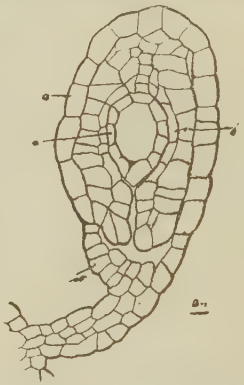


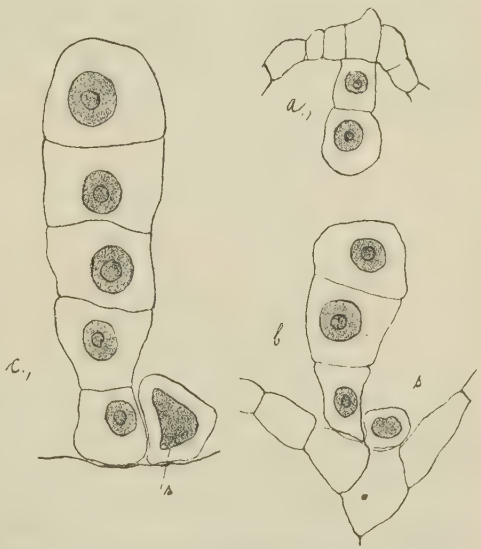
Fig. 18a. Fertige Samenanlage. *a* äusseres Integument. *i* inneres Int. *n* Nucellus. *w* der Wulst am Funiculus.

dann die Embryosackmutterzelle dar, das Archespor. Im weiteren Verlauf theilt sie an ihrem vordern Ende nach einander zwei kleine Zellen ab, welche später unterdrückt werden [s. Fig. 17 (*a* und *b*)]. Die noch übrige grosse Zelle ist der Embryosack [s. Fig. 17 (*e*)]. Das Nucellusgewebe, in welchem er liegt, bleibt immer einschichtig; vorn in der Nähe der Mikropyle sind seine Zellen grösser als im übrigen Theil. Von den Theilungen des Embryosackkerns konnte ich nur die Zwei- und Viertheilung sicher constatiren, fand aber schliesslich, dass der fertige Eiapparat ganz normal ist: zwischen den zwei grossen Synergiden liegt die Eizelle, hinten drei kleine Antipoden, die Mitte der Zelle nimmt der grosse Endospermkern ein (s. Fig. 3 der Tafel XX).

Inzwischen hat das innere Integument die Mikropyle ausgebildet, und auch das äussere ist bis nahe an dieselbe vorgewachsen, in seiner

ganzen Ausdehnung einschichtig, während das innere Integument zwei Zellschichten aufweist. Die Samenknospe ist vollständig anatrop geworden.

Eine Frage, die mich lange Zeit beschäftigt hat, war die nach der Befruchtung, und ich habe zu diesem Zweck viele Blüthen durchmustert. Bestäubte Blüthen fand ich einige, aber nur in einem Fall hatten die Pollenkörner Schläuche getrieben, die durch den Griffel in die Höhlung des Fruchtknotens eingedrungen waren und hier an der Wand hinunterwuchsen in dem Schleim, den die Epidermiszellen absonderten (s. oben). Die Samenanlagen dieser Blüthe waren noch nicht reif und die Pollenschläuche auch noch nicht bis zu ihnen vorgedrungen. In einer älteren Blüthe fand ich dagegen Samenanlagen, die den Eindruck machten, als seien sie soeben befruchtet worden. Der Embryosack war erweitert, und die Eizelle umkleidete sich eben mit einer Membran oder hatte sich in andern Samenanlagen bereits in zwei Zellen getheilt (s. Fig. 4 der Taf. XX, wo einer dieser Fälle dargestellt ist). Trotzdem fand ich auf dieser Blüthe keine Spur von Pollen, noch in ihr Pollenschläuche. Blüthen, bezw. junge Früchte, die etwas älter waren als die eben beschriebene, habe ich viele mit dem gleichen negativen Resultat durchsucht. Darnach möchte ich wirklich bezweifeln, dass eine Befruchtung, zum mindesten eine solche in normaler Weise, stattfindet.



Figg. 19 u. 21: Theilungsstadien des Embryo: *s* Synergiden.

Sobald sich die Eizelle zu theilen beginnt, erscheinen die zwei Synergiden von einer hellen, offenbar gequollenen Membran umgeben und erhalten sich so lange Zeit (s. Figg. 19 u. 21). Die Antipoden gehen früh zu Grunde. Die Eizelle theilt sich zuerst in zwei gleich grosse Zellen (Fig. 19 *a*). Davon vergrössert sich die von der Mikropyle abgewandte und theilt sich in zwei Zellen durch eine Wand, die parallel zu der zuerst auftretenden ist (s. Fig. 19 *b*). Jede der

zwei zuletzt entstandenen Zellen theilt sich wieder in zwei Theile, so dass nun ein Embryo von fünf hinter einander liegenden Zellen vorhanden ist von etwa keulenförmiger Gestalt (s. Fig. 19 *c*). Gleichzeitig hat sich der Embryosack mächtig gedehnt. Der Endospermkern hat sich in viele grosse Kerne getheilt, die zusammen mit ihrem Plasma bald das ganze Innere des jungen Samens neben dem Embryo erfüllen. Das Nucellusgewebe wird verdrängt bis auf wenige Zellen, die in die Mikropyle eindringen, zu deren Verschluss ausserdem die innere Zellenlage des inneren Integuments verwendet wird, soweit sie die Mikropyle umgibt. Die betreffenden Zellen sind bei den reifen Samen gestreckt, ihre Wände unregelmässig gebogen. Der übrige Theil der inneren Zellenlage des inneren Integuments wird zu einem feinen Häutchen zusammen gepresst. Dagegen geht aus der äusseren

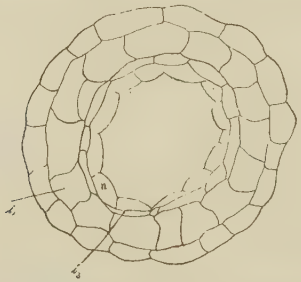


Fig. 20. Querschnitt eines solchen Samens. Die äussere Zellenlage des inneren Integuments wird zur harten Samenschale, die innere Lage (i_2) wird wie das Nucellusgewebe (*n*) verdrängt.

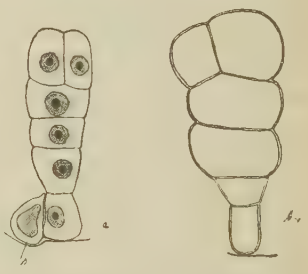


Fig. 21. Theilungsstadien des Embryos. *s* Synergiden.

Zellschicht dieses Integuments die harte Samenschale hervor, welche den Samen ihre dunkelbraune Farbe ertheilt. Schon bald nachdem die Eizelle sich zu theilen angefangen hat, verdicken sich in der Nähe der Mikropyle die Zellen der äusseren Lage des inneren Integuments, und die Verdickung schreitet dann allmählich nach hinten zu fort (s. Fig. 5 der Tafel XX). Bei den reifen Samen ist die Verdickung so stark, dass nur noch ein ganz schmales Lumen in jeder Zelle übrig ist, von dem nach allen Seiten enge, gebogene und oft verzweigte Tüpfel ausgehen (s. Fig. 6 der Tafel XX). Wie an der Mikropyle ist die harte Samenschale auch am hinteren Ende des Samens unterbrochen und die Lücke von dünnwandigeren, kleinen Zellen erfüllt, die aus der Chalaza hervorgehen und reichen, körnigen Inhalt haben (s. Fig. 6 der Tafel XX).

Das äussere Integument erhält sich bis zur Samenreife fast un-

verändert und umgibt als dünnes Häutchen aus saftigen Zellen die harte Samenschale. Auch die Zellen des Funiculus bleiben immer weich und safterfüllt.

Inzwischen haben sich auch im Innern des Samens Veränderungen vollzogen. Die zwei am Mikropylenende gelegenen Zellen des Embryos haben sich wenig verändert, dagegen sind die übrigen drei Zellen bedeutend breiter geworden und z. Th. schon durch Längswände getheilt (Fig. 21). Es ist nun bei den einzelnen Samen verschieden, welche dieser drei Zellen sich zuerst theilt. Meist ist es die Endzelle, dann folgt die darunter gelegene und schliesslich die dritte. Die so entstehenden Längswände sind nicht parallel, sondern mehr oder weniger stark gegen einander verdreht. Aus diesem Grunde sieht man auf einem Längsschnitt fast nie alle zugleich getroffen. Weitere

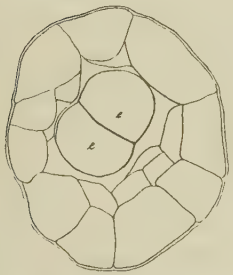


Fig. 22. Querschnitt des Sameninhalts. *e* Embryo.

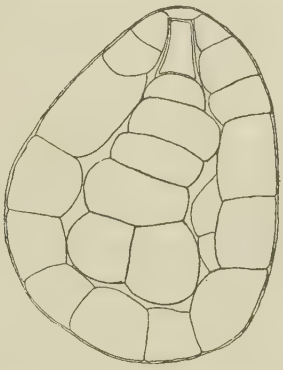


Fig. 23. Längsschnitt eines Sameninhalts mit einem Embryo, der ein Stockwerk länger ist als die meisten Embryonen.

Längswände treten nicht auf, wie ich auf Querschnitten durch den reifen Samen, wie auch an herauspräparirten und mit Eau de Javelle aufgehellten Embryonen sehen konnte. Die beiden vorderen Zellen des Embryos theilen sich nicht, weshalb ich beide als Trägerzellen auffassen möchte. Die erste Zelle ist langgestreckt und besitzt eine etwas dickere Wand als die zweite, die eine breitere Form hat. Der normale Embryo besteht also aus zwei Trägerzellen und sechs weiteren in drei Etagen angeordneten grossen Zellen. Nur sehr selten fand ich Embryonen, die ein Stockwerk mehr hatten (s. Fig. 23).

Umgeben ist der Embryo von einer einzigen Lage grosser Endospermzellen. Gleich von Anfang an, d. h. schon als Primordialzellen, ordnen sich die Zellen im grössten Theil des Samens in einer einfachen Lage an der Wand des Embryosacks an; nur am hinteren

Ende des Samens ist das Endosperm einige Zeit lang mehrschichtig. Erst durch das Wachsthum des Embryos wird es auch hier einschichtig, indem einige Zellen verdrängt werden. Doch sind das nur wenige, kleine, die bleibenden erkennt man schon, ehe noch Wände zwischen den Zellen vorhanden sind, an ihrer bedeutenderen Grösse. An Stelle der verdrängten Zellen findet man dann einen Spaltraum zwischen Endosperm und Embryo, in dem man da und dort noch Reste der Zellen finden kann. Sowohl die Zellen des Embryos wie auch die des Endosperms wölben sich gegen die Spalte vor und so entsteht um den Embryo herum ein System von Intercellularen, die auf Schnitten in Form von drei- bis mehreckigen Zwickeln erscheinen. Diese erleichtern die Unterscheidung der beiden Theile des Sameninhalts, deren Zellen sonst so ähnlich sind, besonders auch was ihren Inhalt anbetrifft. In jungen Samen, wo sich die Endospermzellen eben durch Wände gegen einander abgrenzen, haben diese Zellen wie auch die des Embryos noch reiches Plasma und sehr grosse Kerne. Im Plasma findet man zerstreut ganz kleine, stark lichtbrechende Körperchen, Oeltröpfchen. Dieselben werden beim Reifen der Samen immer grösser und erfüllen schliesslich Endosperm und Embryo, während der Plasmainhalt der Zellen sehr gering geworden ist. Auch die vorher grossen und deutlichen Kerne sind undeutlich und schwer zu sehen. Oel findet sich auch im Samen anderer Rafflesiaceen.

Die Früchte entstehen einfach durch Weiterwachsen der Blüthen mitsammt der Hülle. Sie sind etwa $1^1/_2$ bis 2 Mal so gross als diese zur Zeit der Bestäubung sind, durchschnittlich 4 mm im Durchmesser und 5—6 mm lang. Die Samen sind 0,8 mm lang und etwa 0,5 mm breit. Darüber, wie die Samen verbreitet werden, kann ich nichts Bestimmtes angeben; wahrscheinlich fallen die Früchte als Ganzes ab, und die Samen werden durch Auflösung der Wand frei. Möglicherweise spielt auch das dünne, saftige Häutchen, welches die reifen Samen umgibt und aus dem äusseren Integument hervorgegangen ist, irgend eine Rolle bei der Samenverbreitung.

IV. Blüthenentwickelung.

Ueber die Entwickelung der Blüthen von Pilostyles finden wir in der Litteratur noch fast gar nichts. Nur in der Arbeit „Ueber den Thallus von Pil. Hausknechtii“ (Bot. Ztg. 1874) gibt Graf Solms einige kurze Angaben über die endogene Entstehung der Blüthen jener Art. Von verwandten Gattungen kennt man die Blüthenentwickelung bei Cytinus und Brugmansia. Bei beiden entstehen die

Blüthen endogen im Innern eines zuerst compacten Gewebekörpers. (Die Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia Zippeli Bl. und Aristolochia Clematitis L. von Hermann Grafen zu Solms-Laub.) Graf Solms glaubt darnach annehmen zu dürfen, dass ganz analog auch die Blüthen der übrigen Rafflesiaceen endogen entstehen. In seiner Arbeit „Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen" in den Abhandl. der naturf. Ges. zu Halle, Bd. 13 Heft 3, 1877, kommt er pag. 265 auf die Entwickelung der Blüthen von Rafflesia Arnoldi zu sprechen und sagt dort z. B.: „. . . so dürfen wir doch mit einiger Sicherheit annehmen, dass die einschlägigen Vorgänge von denjenigen, die wir für die Verwandte Pilostyles kennen, nicht wesentlich abweichen werden" (nach einer Fussnote ist P. Hausknechtii gemeint); und weiter unten: „endlich wird sich im Innern seines Gewebes der endogene Blüthenspross bilden". — Ohne nun in Zweifel ziehen zu wollen, dass die Blüthen der Rafflesia wirklich endogen entstehen, möchte ich doch vorausschicken, dass ich bei Pil. ingae die Entwickelung der Blüthensprosse ganz ausgesprochen exogen gefunden habe, womit also erwiesen ist, dass nicht allein endogene Blüthenentwickelung unter den Rafflesiaceen vorkommt.

Ausser den Blüthensprossen besitzt Pil. ingae einen in die Wirthspflanze eingeschlossenen vegetativen Theil, der in Form langgestreckter, unregelmässig geformter Stränge und Fäden die Gewebe derselben durchzieht. Die stärksten Stränge finden sich in der secundären Rinde, dicht unter der primären. Von diesen Strängen geht die Bildung der Blüthen aus. Die jüngsten Blüthenanlagen sind in der Nähe des Vegetationspunktes des Wirths; je weiter sie von diesem entfernt sind, um so älter sind sie im Allgemeinen. In einer bestimmten Region findet man darum alle Blüthen etwa auf demselben Stadium der Entwickelung. Auf der Aussenseite des befallenen Zweigs findet man die jungen Anlagen bald durch kleine, flache Höcker auf der Rinde angedeutet. Macht man sich durch einen solchen Zweig Querschnitte, so erhält man zugleich Längsschnitte der jungen Blüthen, da diese fast genau senkrecht zur Längsrichtung des Zweigs aus diesem hervorbrechen. Beim Aufsuchen der jüngsten Stadien, die sich auf der Rinde noch nicht markiren, ist man freilich etwas auf den Zufall angewiesen, da die Blüthen ohne jegliche Ordnung, bald dicht gedrängt, bald vereinzelt stehen.

An der Stelle, wo sich eine Blüthe bilden will, wird durch starke Zelltheilung eines Thallusstrangs dicht unter der primären Rinde ein massiver Zellkörper gebildet. Der nach aussen gekehrte Theil des-

selben nimmt bald Kegelform an, rundet sich darauf zur Gestalt einer Kugelkappe und drückt sich in die primäre Rinde vor: es ist ein Vegetationspunkt entstanden. Gleichzeitig bildet sich auf der inneren Seite des Zellcomplexes ein nach innen zu wachsender, mehr oder weniger unregelmässig keilförmiger Strang, ein „Senker" aus, der im weiteren Verlauf schliesslich durch das Holz hindurch bis ins Mark vordringt. An den Seiten des jungen Vegetationspunktes entstehen die Anlagen der ersten Blätter in Form ziemlich breiter Höcker (s. Fig. 24). Dieselben sind dem Vegetationspunkt so eng angeschmiegt, dass sie von diesem, besonders in ihrem untern Theil, kaum abgegrenzt erscheinen. Ebenso entstehen in rascher Folge nach einander alle drei Blattwirtel, bei männlichen wie bei weiblichen Blüthen. Alle Blätter legen sich eng auf einander und über den Vegetationspunkt her. Es rührt das offenbar daher, dass die ganze Anlage, die noch immer unter der Rinde liegt, hier einen sehr starken Druck auszuhalten hat, den die primäre Rinde ihrem Durchbruch entgegensetzt. Diesen Druck muss die Blüthe schliesslich überwinden, um durch Sprengen der Rinde ins Freie zu kommen. Gelingt dies nicht, so geht die junge Blüthe zu Grunde und man findet in der That auch häufig unter einem Höcker der Rinde, wo man eine schöne, junge Anlage vermuthet, eine im Absterben begriffene, eigenthümlich geschrumpfte Blüthe. Besonders häufig sind dieselben am Grund der Blattstiele, wo die primäre Rinde, wie auch der Ring von Bastfasern, welche primäre und secundäre Rinde von einander trennen, besonders stark entwickelt sind und darum dem Durchbruch der Blüthen einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen. Die Senker der absterbenden Blüthen gehen ebenfalls zu Grunde, indem sie vom Wirth erdrückt werden.

Fig. 24. Entwickelungsstadien der männlichen Blüthe: *a* die Blätter des ersten Wirtels sind angelegt; *b* es beginnt die Anlage des zweiten Wirtels.

Die jungen Blüthen, bei denen die Blätter alle angelegt sind und eng auf einander gepresst den Vegetationskegel bedecken, erscheinen auf den ersten Anblick wie die Bilder, die Solms von den jüngsten Blüthenanlagen von P. Hausknechtii gibt, aber bei genauerem Nachsuchen erkennt man immer, dass es einzelne Blätter sind, die den Vegetationskegel bedecken. Niemals aber fand ich über einer

dieser Blüthen Reste von einem sie anfangs deckenden Gewebe. Sind die drei Blattwirtel alle angelegt, so ist mit der ganzen Anlage auch der Senker schon bedeutend gewachsen und es beginnen sich in ihm die Tracheiden anzulegen. So weit verhalten sich männliche und weibliche Blüthen ganz gleich. Das Geschlecht der jüngsten Anlagen habe ich immer bestimmt, so lange der junge Zweig, auf dem sie waren, noch im Zusammenhang war mit einem älteren, auf dem schon offene Blüthen standen. Diese waren von demselben Geschlecht wie die jungen Anlagen, da auf einem Zweig immer, oder wenigstens fast immer, nur Blüthen einerlei Geschlechts vorkommen. Pil. ingae ist, wie Pil. Hausknechtii, diöcisch, d. h. alle aus einem bestimmten, zusammenhängenden System von Thallusfäden entspringenden Blüthen haben dasselbe Geschlecht. Wenn ich trotzdem einmal auf einem Zweig Blüthen männlichen und weiblichen Geschlechts fand, so ist dies wohl einfach so zu erklären, dass jener Zweig von zwei verschiedenen Systemen durchzogen wurde.

Fig. 25. Entwickelungszustände der weiblichen Blüthe: *a* Blätter *(b)*, die Fruchtblätter *(f)* haben sich erhoben; *p* Anlagen der Placenten; *b* ähnliches Stadium; *c* die Fruchtknotenhöhle ist geschlossen; *d* fertige Blüthe.

Verfolgen wir nun zuerst die Entwickelung der weiblichen Blüthe weiter. Nachdem die drei Blattwirtel angelegt sind, bleibt die Spitze des Scheitels im Wachsthum zurück und es erhebt sich an seinem Rande ein Ringwulst, der immer höher wird und schliesslich eine enge, centrale Vertiefung umgibt. Leider konnte ich keine Querschnitte durch so junge weibliche Blüthen erhalten, um zu entscheiden, aus wie vielen Theilen sich der Ringwulst zusammensetzt. Nach der Zahl der Placenten und der Form des Griffelkanals möchte ich jedoch annehmen, dass er fünf Carpellen entspricht. Auf seiner Innenseite treten bald kleine Wülste auf, offenbar die Anlagen der Placenten (s. Fig. 25 *a: p*). Noch ist die Anlage unter der Rinde und daher möglichst eng zusammen verpackt. Infolgedessen ist auch die Fruchtknotenhöhle noch so schmal; sie erweitert sich erst, nachdem die Rinde durchbrochen ist. Das Altersstadium,

auf dem dies geschieht, ist verschieden und hängt davon ab, ob die Blüthe aus einem Spross mit starker oder schwacher Rinde hervorbricht. Die Rinde wird immer mehr gehoben und schliesslich durchbrochen, sie umgibt dann wie ein Becher mit zerfetztem Rande die Basis der Blüthe. In dieser ist die Fruchtknotenhöhle schon ziemlich gross geworden und die Carpelle neigen oben zusammen, um mehr oder weniger vollständig zu verwachsen. Meist bleibt der Griffelkanal als feiner Spalt bis zur Spitze erhalten, in anderen Fällen tritt im Griffel eine Verwachsung ein. Die Blüthe braucht jetzt nur noch zur vollen Grösse heranzuwachsen und die Narbenpapillen und Samen-

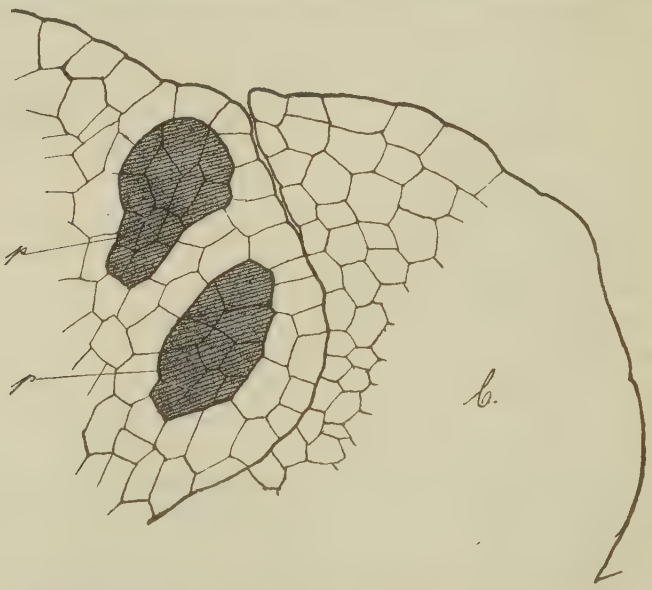


Fig. 26. Erste Anlage der Pollensäcke längs geschnitten *(p)*. Der Columna dicht angeschmiegt das junge Blatt *(b)*.

anlagen auszubilden, dann ist sie fertig. In den Grundzügen wurde die Blüthenentwickelung, insbesondere die Bildung des Fruchtknotens, schon von Solms richtig vermuthet. In der Arbeit „Die Entwickelung der Blüthen bei Brugmansia Zippeli Bl. und Aristolochia Clematitis“ spricht er von den Untersuchungen von Baillon und Arcangeli über die Blüthenentwickelung von Cytinus. Beide kommen zu dem Resultat, dass die Fruchtknotenhöhle durch Vertiefung des Blüthenscheitels zu stande kommt, analog wie bei andern Blüthen mit unterständigem Fruchtknoten. Und ähnlich erklärte sich dann Solms die Entstehung des Fruchtknotens von Pilostyles.

Ganz einfach geht auch die Ausbildung der männlichen Blüthe vor sich. Nachdem alle Blätter angelegt sind, vergrössert sich der Vegetationspunkt. Etwas unterhalb seiner Spitze sieht man auf einem Längsschnitt zu beiden Seiten je zwei über einander liegende Gruppen von wenigen Zellen, die sich durch reicheres Plasma, resp. durch stärkere Färbung (mit Fuchsin z. B.) aus dem übrigen Gewebe hervorheben. Es sind die ersten Anlagen der Pollensäcke und es scheint, dass die über einander liegenden zwei Reihen derselben gleich von Anfang an getrennt angelegt werden (s. Fig. 26). Bald nehmen sie die ovale Form an, die sie in reifen Blüthen haben, im Innern entstehen die Pollenmutterzellen, die in Tetraden die Pollenkörner erzeugen. Die Tapetenzellen konnte ich erst bei fast reifen Blüthen unterscheiden, in jüngeren sind sie den Zellen der Wand des Pollen-

Fig. 27. Die Pollenfächer *(p)* werden angelegt.

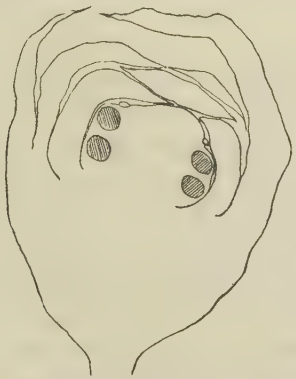


Fig. 28. Männliche Blüthe, wie sie etwa aus der Rinde hervorbricht.

sacks ganz gleich. Der Theil des Scheitels über den Antheren bildet sich zum Discus aus. An seinem untern breiten Rande, dicht über den Antheren, fällt auf beiden Seiten eines Längsschnittes eine Epidermiszelle durch ihre Grösse und intensivere Färbung auf. Sie werden zu den eigenthümlichen Haaren, die ich oben beschrieben habe (s. Fig. 28).

Wie unter den ausgewachsenen Blüthen fand ich auch unter den jüngeren manche mit einer Verwachsungsnaht in der Columna genitalis. Bei den jüngsten Stadien zeigt der Scheitel nur eine kleine Einsenkung, bei älteren fand ich schon eine Verwachsungsnaht. Sie kommt, analog wie der Fruchtknoten der ♀ Blüthen, offenbar so zu stande, dass eine oder wenige Zellen an der Spitze des Vegetationspunkts im Wachsthum zurückbleiben, während die umgebende Partie

des Scheitels weiter wächst. Es entsteht so zunächst ein kleines Grübchen, das aber sofort wieder geschlossen wird, indem die Ränder zusammenneigen. Die Zellen, welche an die Spalte angrenzen, zeigen dementsprechend eine epithelartige Anordnung. Je nachdem nun die Einsenkung des Scheitels sehr früh oder erst spät oder auch gar nicht mehr erfolgt, entstehen die Verhältnisse, wie wir sie bei ausgebildeten Blüthen finden. Zur Zeit, da die männlichen Blüthen die Rinde durchbrechen, sind ihre Pollensäcke schon ziemlich gross, aber noch nicht reif, ebenso fehlt noch der Annulus, der jetzt erst ausgebildet wird, während sich gleichzeitig die Columna genitalis noch bedeutend streckt. Die Blätter, die bis dahin über die Columna zusammengeneigt waren, breiten sich aus, die Blüthe ist fertig.

V. Der Thallus.

1. Verbreitung des Thallus.

Nach den vorstehenden Untersuchungen der Blüthen und Früchte wandte ich mich noch zu dem in die Wirthspflanze eingeschlossenen Theil des Parasiten, zum Thallus, wie ihn Solms nennt, und auf den ich oben schon kurz zu sprechen kam. In dem mir zur Verfügung stehenden Material fand ich den Pil. auf zwei verschiedenen Wirthspflanzen und zwar sind beide Leguminosen. Von der einen waren nur ältere Zweige vorhanden, die ich nicht näher untersuchte. Die andere, von der Blüthen vorhanden waren, bestimmte ich als eine Mimosa und in dieser habe ich den Verlauf des Thallus festgestellt. Nach dem höchst anpassungsfähigen Thallus schien es mir wahrscheinlich, dass Pil. ingae sicher noch auf mehreren Wirthspflanzen vorkommen würde. Graf Solms hat mir nun auch vor kurzem geschrieben, dass er eine Anzahl neuerdings gesammelter Exemplare von P. ingae auf den verschiedensten Leguminosen erhalten habe.

Verglichen mit andern Arten von Pilostyles hat der Thallus am meisten Aehnlichkeit mit dem von P. Blanchetii, den Graf Solms in seiner oben erwähnten Arbeit in den „Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle“ beschreibt (S. 261). Die einzelnen Thallusstränge sind nicht so stark wie bei P. aethiopica; selbst die stärksten von ihnen enthalten keine Gefässbündel, bestehen vielmehr durchweg nur aus parenchymatischen, immer etwa gleich grossen Zellen mit reichem Plasma und schönen Kernen. Die Unterscheidung des parasitischen Gewebes von dem des Wirths, die Solms immer Schwierigkeiten machte, ist mir sehr leicht geworden durch Färben der Präparate mit Jodgrünfuchsin. Das Fuchsin färbt die Zellen des

Parasiten mit ihrem reichen plasmatischen Inhalt ganz intensiv roth, die des Wirths nur schwach. Von den Wänden werden dagegen die des Wirths meist viel stärker grün gefärbt als die des Parasiten. Bei genügendem Auswaschen mit Jodlösung und absolutem Alkohol wird die Differenzirung noch besser. Auf Präparaten, die auf diese Art behandelt werden, kann man jede einzelne Zelle des Parasiten sofort als solche erkennen.

Macht man sich einen Querschnitt durch einen inficirten Mimosazweig, so dass gleichzeitig eine Blüthe des Pilostyles der Länge nach durchschnitten wird, so erhält man ein Bild von der Vertheilung des Parasiten im Wirth (s. Fig. 7 Taf. XX). Der grösste Theil des Thallus ist in Form unregelmässig umgrenzter Stränge von verschiedener Dicke in der secundären Rinde verbreitet. Die meisten derselben verlaufen in der Längsrichtung des Zweiges, aber sie stehen alle unter einander in Verbindung durch mehr schief verlaufende Stränge. Kleine, oft nur aus einer Zellenreihe zusammengesetzte Fäden dringen ferner in die Bastfasergruppen auf der Grenze der primären und secundären Rinde ein. Andere Stränge, die in der Nähe der Basis einer Blüthe hinziehen, stehen mit dieser in Verbindung, von der aus ausserdem ein starker „Senker" durch das Holz bis ins Mark vordringt. Der ungefähr keilförmige Senker löst sich im Holztheil in einzelne Spitzen auf, die nicht alle bis ins Mark reichen. Sie führen theilweise Bündel von Tracheiden, die aber nie bis ins Mark eindringen, sondern vorher seitlich ausbiegen und direct an die leitenden Elemente der Wirthspflanze anschliessen. Die Gefässbündel vereinigen sich dann in der Blüthenbasis zu einem centralen Bündel, dessen weiteren Verlauf etc. wir oben verfolgt haben. Ausser den starken Senkern, die von der Basis der Blüthen entspringen, gibt es noch kleine, einreihige, die nicht direct mit einer Blüthe in Verbindung stehen. Auch sie dringen bis ins Mark vor, wo sie sich, ebenso wie die anderen, wieder mehr in der Längsrichtung hinziehen in Gestalt von unregelmässig hin- und hergeschlungenen, ein- oder mehrreihigen Fäden, aber nie zu so mächtigen Strängen werden, wie sie im Bastparenchym verlaufen.

Da, wo ein Senker das Cambium durchbrochen hat, hat dieses seine Thätigkeit eingestellt, und auch in der Nachbarschaft ist dieselbe bedeutend abgeschwächt. Daher sieht man auf dem Querschnitt in der Nähe des Senkers das Cambium stark nach innen gebogen und kann aus dem Verlauf dieser Linie ungefähr schliessen, zu welcher Zeit der Senker eingedrungen ist. Die kleinen Senker und ebenso die feinen Ausläufer der kräftigen Senker verlaufen immer in Mark-

strahlen, die Gefässe des Holzes sind nicht inficirt, wenigstens nicht in den Zweigen. Dagegen sah ich z. B. in Blattstielen Thallusfäden an Gefässen direct anliegen. Ganz frei von Mycelfäden fand ich überall die primäre Rinde. In einem jungen Zweig, in welchen der Parasit eben einzudringen begann, waren Thallusstränge nur im Siebtheil, dagegen war das Mark noch frei davon. Hier waren die Markzellen noch voll Stärke, während sie in den Aesten, die stark mit Blüthen besetzt sind und deren Mark ganz von Thallusfäden durchsetzt ist, nur meist relativ wenig Stärke enthalten. Diese bildet offenbar die Hauptnahrung des Parasiten, und es ist erklärlich, dass die Blüthen sich durch die Senker direct mit dieser Nahrungsquelle in Verbindung setzen.

Ganz ähnlich wie in den Zweigen verlaufen die Thallusstränge in den Blatt- und Blüthenstielen, nur sind sie entsprechend schwächer. Schlechte Ernährung bringt es wohl mit sich, dass die Blüthen ebenso wie die Senker hier schwächer entwickelt sind als am Spross. Einzelne Fäden konnte ich bis in das Blüthenköpfchen der Mimosa verfolgen, ebenso wie ich ganz dünne Fäden bis nahe an den Vegetationspunkt eines Zweiges vorgedrungen sah. In diesen jungen Geweben war die Unterscheidung von Wirth und Parasit schwieriger, da auch die Wirthszellen mit ihrem noch reichen Plasma sich stark mit Fuchsin färben. Immerhin gelingt eine Differenzirung durch öfteres Auswaschen mit absol. Alkohol, da die Parasitenzellen das Fuchsin ungemein festhalten.

2. Wachsthum des Thallus.

Hatte ich so die Verbreitung des intramatrikalen Thallus festgestellt, so war eine weitere Frage die, auf welche Weise derselbe innerhalb der Wirthspflanze wächst, oder mit anderen Worten, wie er sich seinen Weg bahnt.

In der Litteratur fand ich Untersuchungen über diese Frage nur in einer Arbeit von Dr. Ferd. Scharr: „Ueber den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii Teysm. Binn.“ in Sitzungsberichte der K. Akademie Wien 1898. Dr. Scharr kommt zu dem Resultat, dass der Thallus mechanisch, vielleicht auch durch Abscheidung geeigneter Lösungsmittel, die Membranen der Wirthszellen spaltet und nur die Intercellularen erfüllt. Ausserdem fand er sehr selten haustorienartige Bildungen, wo die Wände von Wirth und Parasit innig mit einander verschmolzen und auch verdünnt waren. Niemals aber fand er Perforationen der Wirthszellen und Thallusfäden innerhalb derselben.

Auch der Thallus von Pil. ingae ist gegen das Gewebe des Wirthes immer scharf durch eigene Wände abgegrenzt, und im Allgemeinen sieht man auf einem Querschnitt das Mycelium die Intercellularräume erfüllen, d. h. also, die Thallusfäden ziehen zwischen den Zellen des Wirths hindurch und diese selbst enthalten keine Zellen des Parasiten. Sehr häufig fand ich ferner die Wände der Wirthszellen an den Stellen, wo sie an parasitische Zellen grenzten, eingedrückt und verdünnt, da und dort waren sie sogar an den betreffenden Stellen überhaupt nicht mehr vorhanden. Es fragte sich nun, ob die Räume, die der Thallus einnimmt, nur erweiterte Intercellularräume sind, oder ob es auch vorkommt, dass sie vom Thallus erst durch Verdrängen von Zellen gebildet werden. Man neigt schon bei Betrachtung eines Querschnitts zu der letzteren Annahme. Das Mark des Wirths besitzt nicht sehr grosse Intercellularen, sie sind wenigstens nie so gross, dass der Thallus ohne Weiteres darin wachsen könnte. Dieser muss also die Intercellularräume erst erweitern, und man sollte erwarten, dass neben den Thalluszellen immer oder wenigstens häufig die Wände der Wirthszellen eingedrückt worden seien. Es kommt dies auch, wie ich schon eben erwähnte, ziemlich häufig vor. Andererseits findet man aber häufig ein- oder mehrreihige Fäden, die gerade einen Raum einnehmen, der einer Zelle des Wirths entspricht und in deren Umgebung die Wirthszellen völlig intakt erscheinen. Ferner zeigen z. B. die einreihigen Senker ganz und gar die Form von Markstrahlen. Solms spricht darum einmal von einer „Identificirung“ des Thallus mit dem Wirth und diese ist die Ursache, warum beide so schwer zu unterscheiden sind.

Fig. 29. Thallusfaden in einer Markzelle; bei *d* Durchbruchsstellen.

Um jedoch die Annahme, dass der Thallus in Wirthszellen eindringe, sicher zu stellen, war es nöthig, den Parasiten da aufzusuchen, wo er eben in Gestalt der feinen einreihigen Fäden eindrang. Am besten eignete sich dazu das Mark, in welchem sich die durch die Senker eingedrungenen Thallusfäden auszubreiten anfingen. Es gelang mir nun, Längsschnitte durch ein solches zu erhalten. Auf diesen fand ich verschiedene Fälle, wo ein einreihiger Thallusfaden durch die Markzellen hindurchwuchs. Die Zellwand war an der Eintritts- wie auch an der Austrittsstelle durchbrochen (s. Fig. 29). In Fig. 12 der

Tafel XX sieht man ausserdem, dass auch Intercellularen erweitert werden und in diese ebenfalls Fäden vordringen. Ich möchte nun nicht entscheiden, welche der Fäden am häufigsten vorkommen, die, welche in Intercellularen wachsen, oder die, welche in Zellen eindringen; denn wenn die Membran der befallenen Wirthszelle aufgelöst wird, was ich für wahrscheinlich halte, so zeigt uns nichts mehr die ursprünglichen Verhältnisse an, sondern der Faden scheint einfach in einem etwas weiteren Intercellularraum zu liegen. Es erübrigt noch, zu erklären, wie die starken Stränge zu stande kommen, wie sie besonders in der secundären Rinde verbreitet sind. Da und dort sieht man sie zwar umgeben von zusammengedrückten Zellen des Wirths, so dass anzunehmen ist, dass dadurch Raum für die Stränge geschaffen wurde, dass das Gewebe des Wirths gepresst wurde. Häufiger ist

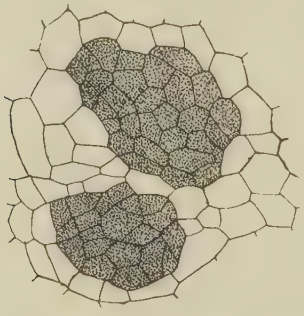


Fig. 30. Querschnitt zweier Thallusstränge aus der secundären Rinde.

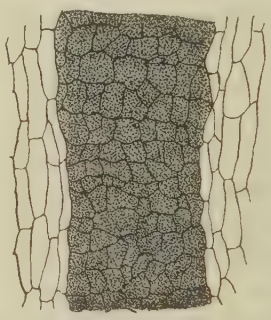


Fig. 31. Längsschnitt eines solchen Strangs; zeigt die etagenartige Anordnung seiner Zellen.

dies jedoch nicht der Fall, sondern meist sind die an die Stränge grenzenden Zellen des Wirths durchaus unverändert (s. Fig. 30). Ich möchte dies so erklären, dass der Parasit als dünner Faden in das Gewebe eingedrungen ist und sich dann entsprechend dem Wachsthum desselben durch Theilung verdickt hat, ganz als ob er ein Theil des Wirthes wäre. Auf Längsschnitten sieht man daher die Zellen der Stränge in Stockwerken angeordnet, die aus je einer Zelle durch Längstheilung entstanden sind (s. Fig. 31). Ganz ähnlich verlängern sich auch die Senker entsprechend der Zunahme des Holzkörpers, den sie durchsetzen.

Alle Zweige der Mimosa, die ich zur Untersuchung hatte, trugen zum ersten Male Blüthen des Parasiten, so dass ich nicht entscheiden konnte, ob an einem und demselben Spross mehrmals Blüthen hervorbrechen können. Es scheint mir das indessen sehr unwahrscheinlich, zudem auch Graf Solms von Pil. ingae ausdrücklich angibt: „auf jüngeren Zweigen einer Inga“. Ich habe schon oben gesagt, dass die

Blüthen oft die Rinde nicht zu durchbrechen vermögen und deshalb zu Grunde gehen. Daher werden sie noch viel weniger die dickere Rinde älterer Zweige sprengen können. Vielmehr glaube ich, dass, nachdem die Blüthen an den einjährigen Zweigen abgefallen sind, die Durchbruchsstellen durch Wundkork geschlossen werden. Der Thallus wird in diesen älteren Zweigen nach und nach zusammengedrückt werden, dagegen in gleichem Maasse, als junge Zweige gebildet werden, in diese eindringen und mit ihnen heranwachsen. Erst an diesen Zweigen entstehen dann wieder Blüthen. Auf diese Weise bleibt der Parasit immer auf die jungen Theile des Wirths beschränkt, die dem Durchbruch der Blüthen keinen zu grossen Widerstand entgegensetzen. Dabei fragt es sich allerdings, ob ein Zweig eine wiederholte Blüthenbildung des Parasiten aushält oder ob er nicht vorher an der Infection zu Grunde geht. Diese Frage wird jedoch, wie so manche andere, die ich oben gestreift habe, wohl erst am lebenden Material entschieden werden können.

VI. Zusammenfassung und Schluss.

Die vorstehenden Untersuchungen haben zunächst ergeben, dass Pilostyles ingae eingeschlechtige Blüthen hat, die von einer Hülle aus drei vierblättrigen Wirteln umgeben sind. Während in der weiblichen Blüthe nur ein Kreis von Geschlechtsblättern vorhanden ist, haben wir in der männlichen ausser dem Antherenring noch den Rest des Fruchtknotens in Gestalt des centralen Theils der Columna genitalis.

Betreffs der Blüthenentwickelung ist sicher das überraschendste Resultat dies, dass die Blüthen exogen entstehen, was im Widerspruch steht mit allem, was wir seither über die Blüthenentwickelung der Rafflesiaceen wussten. Weiter ergibt die Entwickelung der weiblichen Blüthe, dass der Fruchtknoten von Pilostyles nicht mit dem von Rafflesia, wohl aber mit dem von Cytinus z. B. verglichen werden kann.

Schliesslich möchte ich noch auf einen Gedanken zurückkommen, den Graf Solms in seiner Arbeit in den „Abhandl. d. naturf. Ges.“ Bd. XIII pag. 271 ausspricht. Er will auf die fundamentale Gleichartigkeit in Entwickelung und Aufbau der Ernährungsorgane der phanerogamischen Parasiten aufmerksam machen und in ihnen gleichwerthige Thallusgebilde erblicken, die denen der Thallophyten durchaus analog sind. Diese Anschauungsweise, glaube ich, erhält noch mehr Berechtigung im Hinblick auf die Art und Weise, wie sich der Thallus von Pilostyles ingae im Wirth verbreitet, die ganz ähnlich ist wie bei manchen auf Pflanzen schmarotzenden Pilzen.

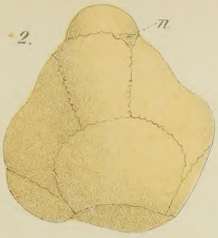
Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Goebel, in dessen Institut die Arbeit ausgeführt wurde, für die freundliche Ueberlassung des so seltenen und kostbaren Materials, wie auch für die mir bei der Ausführung der Arbeit gegebene Anleitung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

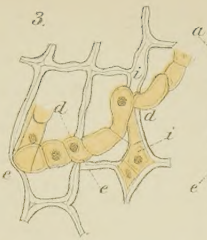
Litteratur.

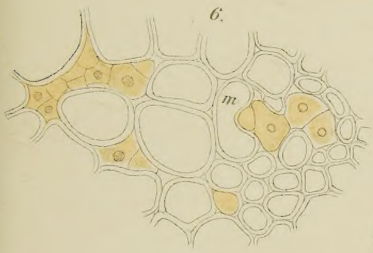
1. Engler-Prantl, Die nat. Pflanzenfamilien III. Theil, 1. Abth. 1. Hälfte: Die Rafflesiaceen v. Graf Solms.
2. Das Pflanzenreich. Herausgegeben von A. Engler, 5. Heft (IV 75 u. 76): Rafflesiaceae und Hydnoraceae von Hermann Graf z. Solms-Laub.
3. Hermann Graf zu Solms-Laub., Ueber den Thallus von Pil. Hausknechtii. Bot. Ztg. 32. Jahrg. 1874, Nr. 4 u. 5.
4. — — Ueber den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen u. Hydnoraceen. Bot. Ztg 32. Jahrg., 1874, Nr. 22—25.
5. — — Ueber den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrbücher. VI.
6. — — Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen, in den Abhandl. d. naturf. Ges. z. Halle Bd. XIII, 3, 1877.
7. — — Die Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia Zippelii und Aristolochia Clematitis, in Bot. Ztg. XXXIV (1876).
8. — — Die Entwickelung des Ovulum und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg Suppl. II. 1898.
9. Flora brasiliensis IV. 2. 125 t. 27 (Fig. 11, 12).
10. Ferd. Scharr, Ueber den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii. Sitz.-Ber. der Akad. Wien, 1898, Abth. I.
11. K. Goebel, Organographie der Pflanzen, II, 2.

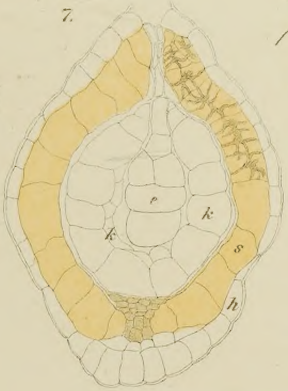
Erklärung der Figuren der Tafel XX.

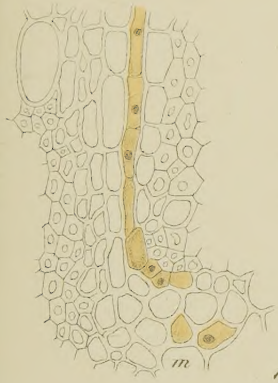
Fig. 1. Offene männliche Blüthe, an der ein Blatt (vorn) abgeschnitten ist, um die Columna genitalis zu zeigen.
„ 2. Weibliche Blüthe. *n* Narbe.
„ 3. Eiapparat. *s* Synergiden, *c* Eizelle, *e* Endospermkern, *a* Antipoden.
„ 4. Ein Nucellus mit Embryosack, in dem sich die Eizelle *e* zu theilen beginnt. Sie besitzt zwei Kerne und umgibt sich gerade mit einer Membran. Die zwei Synergiden (*s*) haben gequollene Membranen. Der Endospermkern hat sich in zwei Kerne getheilt (*k*). *a* Antipoden. Die vorderen Zellen (*n*) des Nucellus sind in die Mikropyle eingedrungen.
„ 5. Längsschnitt eines jungen Samens mit vierzelligem Embryo (*e*). Die Mikropyle ist verschlossen. *k* die Endospermkerne. Die harte Samenschale beginnt sich auszubilden; die Zellen *s* haben schon verdickte Wände.
„ 6. Längsschnitt eines fast reifen Samens. *e* Embryo, *k* das einschichtige Endosperm; die kleinen Zellen k_1 werden bei der Reife vollends ganz verdrängt; *s* die harte Samenschale, *h* dünnes Häutchen über der harten Samenschale, aus dem äusseren Integument hervorgegangen.
„ 7. Theil eines Querschnittes durch einen Zweig der Mimosa mit einer Blüthe von Pil. ingae. *b* Basis der Blüthe mit einem Senker (*S*) bis ins Mark (*m*) des Zweiges reichend, seitlich in Verbindung mit den Strängen (*p*), die in der secundären Rinde sich hinziehen. (*s*) kleiner Senker, *k* Sklerenchym, *r* primäre Rinde.
„ 8. Junge Anlage einer Blüthe. *v* Vegetationskegel, *s* Senker; sonst wie bei 7.
„ 9. Aeltere Blüthe, an der schon einige Blätter angelegt sind. Der Senker (*S*) ist bis ins Mark gewachsen, wo sich das Mycelium jetzt auch verbreitet. Der Zusammenhang dieser Stränge mit dem Senker ist nur durch den Schnitt unterbrochen, weil der Faden nicht in der Schnittebene blieb.
„ 10. Einreihiger Senker, der in einem Markstrahl ins Mark (*m*) verwachsen ist.
„ 11. Theil d. Mycels im Mark quergeschnitten. *m* Markzelle, d. Wand eingedrückt ist.
„ 12. Ein Thallusfaden durch Markzellen gewachsen. Bei *d* sind die Zellwände durchbrochen, bei *e* stark verdünnt; die Zellen *i* wachsen in Intercellularen.

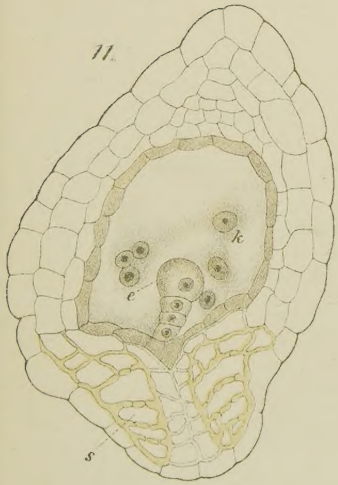


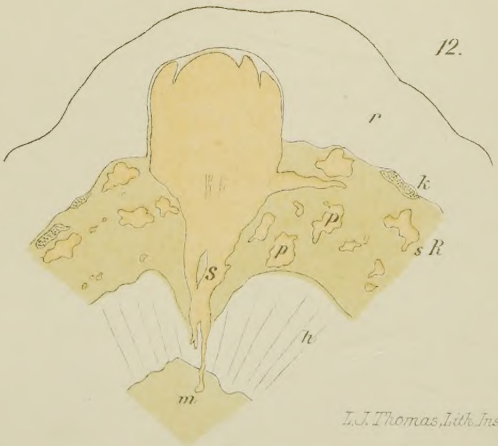












L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S.